

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster/Westfalen

Die quantitative Vertikalverbreitung der Molch-Arten, Gattung *Triturus* (Amphibia, Urodela), in der Bundesrepublik Deutschland

von

DIETER GLANDT

Einleitung

Die Kenntnis der Arealstruktur, der „Architektur eines Verbreitungsgebietes“, ist Voraussetzung für eine kausal ausgerichtete Arealanalyse (Müller 1977: 23). Besonders wichtig ist die Kenntnis der Verteilung einer Art im Raum, das heißt der Dichte ihrer Populationen innerhalb des qualitativ abgegrenzten Areals.

Die Erfassung der Verteilung unserer Molch-Arten (Gattung *Triturus*) wird zum einen durch Rasterkartierungen erledigt (Müller 1976 für die gesamte Bundesrepublik, Lemmel 1977 für Niedersachsen, Malkmus 1971, 1974 für den Spessart); zum andern kommt seit Feldmann (1970) zunehmend eine detailliertere Erfassung der Verteilung durch Stetigkeitsberechnungen (zur Definition siehe Methoden-Abschnitt) zur Anwendung. Feldmann (1970) hat hierbei vor allem auf bemerkenswerte Vertikalgradienten der Verteilung aufmerksam gemacht, ein Aspekt, der recht bald von anderen Autoren aufgegriffen wurde (vor allem Grote 1976, Lammering 1977, Malkmus 1971).

Mittlerweile liegen aus vielen Teilgebieten der Bundesrepublik Deutschland quantitative Verbreitungsangaben oder doch zumindest quantitativ verwertbare Daten vor (Tab. 1). Eine synoptische Analyse fehlt indes bislang.

Ein solch synoptischer Versuch erscheint neben den lokal ausgerichteten Trendüberlegungen zur quantitativen Vertikalverbreitung unserer Molche aus zwei Gründen geboten: zum einen verfügen wir bislang lediglich über grob abgeschätzte, im Prinzip qualitative Übersichten, wie sie eine moderne, quantitative Zoogeographie kaum befriedigen können; zum andern benötigen wir neben der Kenntnis lokaler Nuancierungen möglichst generell gültige Aussagen über die Arealstruktur einer Art, soweit sich eine Verallgemeinerung durchführen und vertreten läßt.

Die vorliegende Arbeit stellt deshalb die bislang verfügbaren Ergebnisse zusammen, soweit sie für quantitative Analysen verwertbar sind. Es wird geprüft, inwieweit statistisch absicherbare Trendaussagen über die Vertikalverbreitung der vier heimischen Molcharten (*Triturus vulgaris*, *T. helveticus*, *T. cristatus* und *T. alpestris*) möglich sind (Korrelationsanalyse).

Weiterhin wird nach artspezifischen Eigenschaften solcher Trends gefragt (Regressionsanalyse). Über die biologische Bedeutung und die Kausalität solcher Vertikaltrends werden in abschließender Diskussion beim derzeitig so geringen ökologischen Kenntnisstand über die zu behandelnden Arten nur Vermutungen angestellt werden können.

Material und Methode

Datengrundlage für nachfolgende Untersuchung bilden quantitative Angaben zahlreicher Autoren für insgesamt 20 Teilgebiete der Bundesrepublik (Abb. 1, Tab. 1). Wertvolle Daten befinden sich in leider unveröffentlichten Staats- und Prüfungsarbeiten (vergleiche Literaturverzeichnis). Soweit mir solche Arbeiten bekannt geworden sind, habe ich sie berücksichtigt. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß weitere unpublizierte Staatsarbeiten übersehen wurden, da solche bekanntlich schwer erfaßbar beziehungsweise erreichbar sind.

Für jedes der 20 Teilgebiete (Tab. 1) wurde die mittlere Höhenlage (m NN) der Laichplätze beziehungsweise Fundorte – sofern sie nicht vom Autor selbst angegeben wird – entweder aus mitgeteilten Einzelangaben oder aus Kartenmaterial ermittelt. Dies konnte nicht für alle Gebiete mit derselben Exaktheit durchgeführt werden, da die Autoren unterschiedlich präzise Angaben machen. Für nachfolgend vorgelegte großräumige Analyse sollte aber eine hinreichende Genauigkeit erreicht worden sein.

Als weiteres wurde für jedes Gebiet gesondert die quantitative Verbreitung (Verteilung) der jeweils vorkommenden *Triturus*-Arten ermittelt, sofern sie nicht vom Autor bereits selbst angegeben wird. Als Maß für die

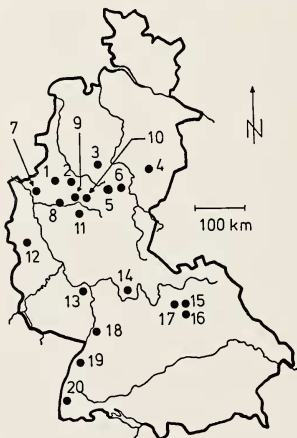


Abb. 1: Grundlage der Untersuchung: geographische Lage der 20 Teilgebiete der Bundesrepublik Deutschland laut Tab. 1.

Base of the investigation (Federal Republic of Germany): geographical position of the 20 areas as listed in table 1.

Tab. 1: Grundlage der Untersuchung: Gebiet (Nr. gemäß Abb. 1) und Autor. Auswertungsmethode im Text.

Base of the investigation: area (no. as in fig. 1) and author. For methods see text.

Gebiet		Autor
Nr.	Bezeichnung	
1	westliche Münstersche Bucht	Lammering (1977)
2	zentrale Münstersche Bucht (Raum Münster/Westfalen)	eigene Daten
3	Raum Ravensberg/Lippe (östliches Westfalen)	Höner (1972)
4	Raum Hildesheim (südliches Niedersachsen)	Lemmel (1975)
5 + 6	Zwei Teilgebiete des südlichen Weserberglandes	Preywisch & Steinborn (1977)
7	Landkreis Wesel (Niederrhein)	eigene Daten
8	Raum Witten/mittleres Ruhrtal	Sell & Sell (1977)
9	Südrand Münstersche Bucht	Grote (1976)
10	Kreis Soest (Westfalen)	Stichmann et al. (1971)
11	südwestfälisches Bergland	Feldmann (1970)
12	Raum Düren/Eifelvorland	Bernards (1976)
13	Raum Oppenheim/Mainz (Rheinhessen)	Viertel (1976)
14	Spessart	Malkmus (1971)
15	Raum Forchheim (Franken)	Stöcklein (1973)
16	Regnitzbecken (Franken)	Blab et al. (1976)
17	Mohrweihergebiet (Franken)	Blab et al. (1976)
18	Raum Liedolsheim/Leopoldshafen (Oberrheinische Tiefebene)	Mack (1972)
19	Raum Brühl (Oberrheinische Tiefebene)	Vogt (1978)
20	Raum Freiburg/Breisgau	Schlaile (1974)

Verteilung wurde die Stetigkeit gewählt (vergleiche Feldmann 1970: 3), die den prozentualen Anteil der Laichplätze der jeweiligen Art an der Gesamtzahl der untersuchten Laichplätze angibt. Eine Stetigkeit von beispielsweise 60 % für den Teichmolch (*T. vulgaris*) innerhalb eines bestimmten Teilgebietes der Bundesrepublik (vergleiche Abb. 1 und Tab. 1) bedeutet somit, daß die Art in 60 % aller untersuchten Molch-Laichgewässer des Teilgebietes vorkommt. Ein solches Stetigkeitskonzept konnte für 15 der 20 Teilgebiete (vergleiche Tab. 1) Anwendung finden. Für die Gebiete Nr.

15, 16, 17 und 19 (Tab. 1) mußte – da nicht anders durchführbar – auf ein modifiziertes Konzept zurückgegriffen werden, indem als Bezugsmaß nicht die Zahl der Laichplätze, sondern die Zahl aller Fundorte genommen wurde.

Berechnungsbeispiel: Für das Gebiet Nr. 17 geben Blab et al. (1976) 55 Teichmolch-, 32 Kammolch- und 4 Bergmolchfundorte an, insgesamt somit 91 Fundorte. Da aber mit Sicherheit in manchen Fällen 2 oder 3 Arten in ein und demselben Gewässer leben (Sympatrie), ist die Zahl der Molch-Laichgewässer (die den 100 %-Bezugswert bei der üblichen Berechnungsmethode bildet, siehe oben) sicher kleiner als 91. Die Zahl der sympatrischen Vorkommen geben die Autoren nicht an. Folglich setze ich hier (wie auch für die Gebiete Nr. 15, 16 und 19) die Zahl aller Fundorte als 100 %-Bezugswert der jeweiligen Stetigkeitsberechnung. Der Teichmolch erreicht beispielsweise im Gebiet Nr. 17 60 % Stetigkeit (55 arteigene von insgesamt 91 Molchvorkommen).

Bei einem solchen Berechnungsmodus erhält man im Vergleich zur üblichen Berechnungsmethode (siehe oben) natürlich zu niedrige Stetigkeitswerte; denn wenn im genannten Beispiel als 100 %-Bezugswert deutlich weniger als 91 Laichplätze angesetzt würden, ergäben 55 Teichmolchvorkommen eine Stetigkeit von mehr als 60 %.

Schließlich muß noch auf das Gebiet Nr. 8 eingegangen werden. Die Autoren (Sell & Sell 1977: 85) definieren Stetigkeit als prozentualen Anteil besetzter Karten-Raster an der Gesamtsumme der kontrollierten Raster. Im speziellen Teil ihrer Arbeit drücken sich diese Autoren jedoch mißverständlich aus, indem sie von „Stetigkeit der Laichgewässer“ sprechen (Sell & Sell 1977: 96).

Trotz somit gewisser Inhomogenität des Stetigkeits-Datenmaterials sollte es möglich sein, auf der Basis von immerhin 20 Gebieten verlässliche Trendaussagen zur Vertikalverteilung der *Triturus*-Arten machen zu können, indem sich durch den recht großen Stichprobenumfang eine Nivellierung der genannten Abweichungen einstellen dürfte.

Die statistische Auswertung des Datenmaterials (Korrelations- und Regressionsanalyse) erfolgte nach Cavalli-Sforza (1969) und Sachs (1974). Berechnet wurde zum einen der übliche Pearsonsche Korrelationskoeffizient (r) sowie vorsichtshalber auch der mit den bekannten Vorteilen (Verteilungsfreiheit!) versehene Rangkorrelations-Koeffizient von Spearman (r_s), vergleiche Sachs (1974: 309).

Unter der Voraussetzung von Normalverteilung der Stetigkeiten in gegebener Höhenstufe (vergleiche Sachs 1974: 338) wurden des weiteren lineare Regressionsgeraden ($Y = b \cdot X + a$) berechnet. Ob solche Normalverteilung gegeben ist, könnte nur durch ein riesiges Datenmaterial (zahlreiche Gebiete je Höhenstufe) überprüft werden, was späteren Arbeiten vorbehalten bleiben muß.

Ergebnisse

Die Ergebnisse der Korrelationsberechnungen sind in Tab. 2 zusammengestellt. Die Einzelwertverteilungen und die Regressionsgeraden sind aus den Abbildungen 2 bis 5 ersichtlich.

T a b. 2: Beziehung zwischen mittlerer Höhenlage und Stetigkeit bei den vier *Triturus*-Arten der Bundesrepublik Deutschland. Rangkorrelations-Koeffizient nach Spearman (r_s) sowie Pearsonscher Korrelationskoeffizient (r); außerdem jeweils das Signifikanz-Niveau (P).

Correlation between mean elevation and geographical abundance of the four *Triturus* species in West Germany. Geographical abundance is defined as percentage spawn habitats or stands of a single species of all *Triturus* spawn habitats or stands in an area of given elevation (for details see text). Species, Spearman's coefficient of correlation (r_s), Pearson's coefficient of correlation (r), and level of significance (P).

Art	r_s	P	r	P
<i>T. vulgaris</i>	-0,6331	< 0,005	-0,6322	< 0,01
<i>T. cristatus</i>	-0,7312	< 0,001	-0,7006	< 0,001
<i>T. helveticus</i>	+0,7750	< 0,01	+0,9163	< 0,001
<i>T. alpestris</i>	+0,5967	< 0,025	+0,6195	< 0,01

Für *Triturus vulgaris* und *T. cristatus* konnten sämtliche 20 Teilgebiete (vergleiche Tab. 1) in die Korrelations- und Regressionsanalyse einbezogen werden, da sie alle innerhalb des potentiellen Verbreitungsgebietes beider Arten liegen. Für beide Arten resultieren starke negative Korrelationen zwischen Stetigkeit und Höhenlage (Tab. 2), beide Arten sind vornehmlich im Tief- und Hügelland verbreitet. Bemerkenswert erscheint die strenge Parallelität der beiden Regressionsgeraden (Abb. 2, 3 und 6), wobei verallgemeinert gesprochen der Teichmolch mit rund 30 % mehr Stetigkeit stets weiter verbreitet ist als der Kammolch. Unterhalb der 100 m-Höhenstufe gibt es Gebiete, in denen der Teichmolch in fast jedem Molch-Laichgewässer vorkommt (Abb. 2).

Für *Triturus helveticus* kamen Daten aus 17 Teilgebieten zur Verwendung. Die drei fränkischen Stichproben (Gebiete Nr. 15, 16, 17, vergleiche Tab. 1) enthielten keine Fadenmolche (Blab 1973, Stöcklein 1973, Kaufmann 1976), der Großraum Erlangen liegt außerhalb des potentiellen Verbreitungsgebietes dieser Art (Blab 1978: 79). Für *T. helveticus* resultiert eine klare positive Beziehung zwischen Höhenlage und Stetigkeit (Abb. 4, Tab. 2). Dabei fehlt die Art unterhalb der 100 m-Höhenstufe weitgehend; in den Tiefländern der Bundesrepublik verteilen sich die Fundorte äußerst sporadisch (Glandt 1975, Lemmel 1977 und andere), in der Münsterschen Bucht fehlt die Art offenbar ganz (Glandt 1978, Lammering 1977). Erst in den höheren Mittelgebirgslagen (oberhalb 300 m) erreicht die Art Stetigkeitswerte um 50 % (Abb. 4). Der große Unterschied zwischen dem Spearman'schen und dem Pearsonschen Korrelationskoeffizienten-Wert bei dieser Art (Tab. 2) ist auf unterschiedliche Stichprobenumfänge zurückzuführen: für die Berechnung des Pearsonschen Wertes wurden 17 Teilgebiete be-

rücksichtigt (siehe oben); bei der Berechnung von r_s wurden 6 der 7 Stetigkeits-Nullwerte (vergleiche Abb. 4) ausgeklammert, um der Einfachheit halber gehäufte „Bindungen“ zu vermeiden.

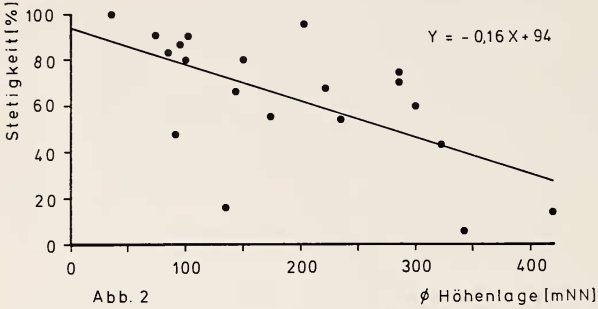


Abb. 2

Abb. 2–5: Beziehung zwischen mittlerer Höhenlage und quantitativer Verbreitung (Stetigkeit) der vier *Triturus*-Arten.

Correlation between mean elevation (in m NN) and geographical abundance (definition see table 2) of the four Central European *Triturus* species.

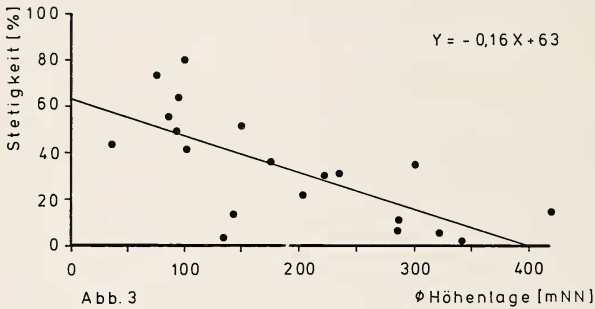


Abb. 3

Abb. 2: *T. vulgaris*.

Abb. 3: *T. cristatus*.

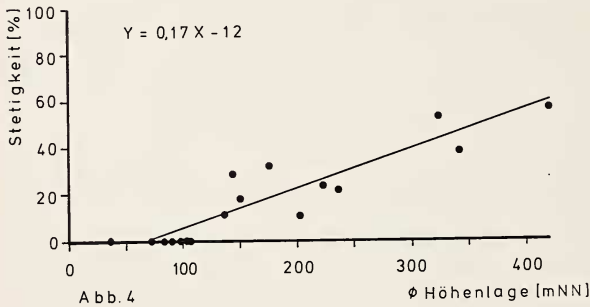


Abb. 4

Abb. 5: *T. alpestris*. Für Korrelations- und Regressionsberechnung kamen in diesem Falle nur die Werte bis 250 m NN zur Verwendung (gefüllte Kreise). Dreiecke: die drei fränkischen Stichproben (Gebiete Nr. 15, 16, 17 laut Tab. 1). Näheres im Text. – In this case the correlation analysis (see table 2) and regression analysis is based only on the data represented as filled circles. In connexion with the other data (open circles) the correlation is nonlinear. The data represented as triangles (area no. 15, 16 and 17 in Table 1) are at present of no use (for details see text).

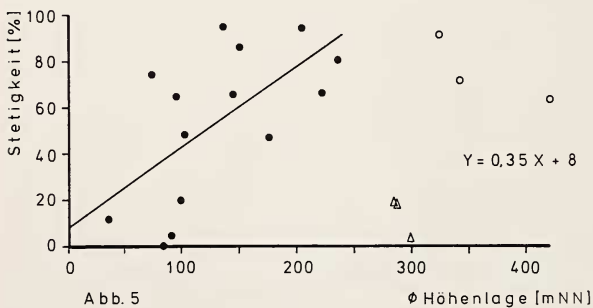


Abb. 5

Für *Triturus alpestris* ergibt die graphische Auftragung der Einzelwerte (Abb. 5) bei Nichtbeachtung der drei fränkischen Stichproben (Dreiecke in Abb. 5) insgesamt einen positiven nicht-linearen Zusammenhang zwischen Höhenlage und Stetigkeit. Dies liegt daran, daß der Bergmolch bereits in den unteren Höhenlagen sehr hohe Stetigkeiten erreicht (zwischen 100 und 150 m NN bereits Werte bis um 90 %), eine weitere Steigerung (zu den hohen Mittelgebirgslagen hin) somit kaum noch möglich ist. Aus praktischen Gründen wurde für den Höhenbereich bis 250 m NN eine lineare Berechnung durchgeführt, womit für Korrelations- (Tab. 2) wie Regressionsanalyse (Abb. 5) insgesamt 14 der 20 Teilgebiete Verwendung fanden. Die hohen Stetigkeitswerte, die für einige tiefliegende Gebiete ermittelt wurden, sind bemerkenswert. Erst in jüngster Zeit ist klar geworden, daß der Bergmolch im nordwestdeutschen Tieflandsbereich durchaus recht verbreitet ist, so namentlich in der Münsterschen Bucht (Glandt 1978, Lammering 1977). Andererseits zeigt die Art in jenem Tieflandsbereich größere Verbreitungslücken, so im Emsland (Lemmel 1977) und am unteren Niederrhein (Glandt 1975). Ein solch fleckenhaftes Verbreitungsbild kann man – im Gegensatz zu *T. helveticus* (siehe oben) – nicht mehr mit „sporadisch“ beschreiben, aber auch nicht mit „flächendeckend“, eher mit „partiell flächendeckend“.

Trägt man die vier erhaltenen Regressionsgeraden in eine Graphik auf (Abb. 6), so erhält man vier Schnittpunkte. Diese sind in ihrer Höhenposition deutlich voneinander getrennt beziehungsweise liegen höhenmäßig gestaffelt. Bei etwa 100 m mittlerer Höhenlage schneiden sich die Geraden von *T. alpestris* und *T. cristatus*; im Bereich zwischen 150 und 200 m schneiden sich *T. alpestris* und *T. vulgaris*, zwischen 200 und 250 m *T. helveticus* und *T. cristatus* und zwischen 300 und 350 m *T. helveticus* und *T. vulgaris*.

Mathematisch gesehen ist die jeweilige Fläche unterhalb der vier Geraden gleichbedeutend mit der Summe aller (gefundenen wie potentiellen) Stetigkeiten für jede Art. Im interspezifischen Vergleich und zoogeographisch gesehen geben diese Flächen damit Auskunft über das Ausmaß beziehungsweise – faßt man Abb. 6 außerdem als einfaches Wahrscheinlichkeitsmodell auf – die Wahrscheinlichkeit populärer Allopatrie oder Sympatrie (Misch-Populationsbildungen).

Die Abb. 6 zeigt, daß die Nicht-Überschneidungsflächen („Allopatrie-Flächen“) bei verschiedenen paarweisen Vergleichen (zum Beispiel *T. helveticus* mit *T. vulgaris*, *T. vulgaris* mit *T. cristatus* etc.) stets mehr oder weniger groß sind. Als populär streng sympatrisch erscheint kein Artenpaar; doch zeigen die Überschneidungsflächen („Sympatrie-Flächen“), die man aus Abb. 6 ableiten kann, für den in vorliegender Arbeit untersuchten Vertikalbereich (Tiefland und Mittelgebirge, Hochgebirge somit ausgenommen!), daß immer auch ein mehr oder weniger großes Ausmaß an popula-

rer Sympatrie (Misch-Populationen) gegeben oder doch zu erwarten ist. Konkrete Aufschlüsselungen realisierter Misch-Populationsbildungen finden sich vor allem bei Bernards (1976), Grote (1976), Feldmann (1968) und Malkmus (1971).

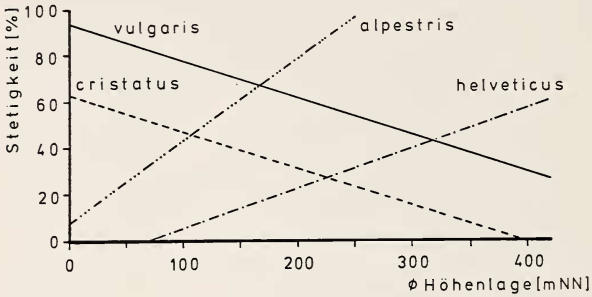


Abb. 6: Zusammenstellung der vier erhaltenen Regressionsgeraden. Interpretation im Text.

The quantitative vertical distribution of the four *Triturus* species in the Federal Republic of Germany: a synoptic view. For interpretation see text.

Diskussion

Wenn man bedenkt, daß die in vorstehender Analyse berücksichtigten Teilgebiete der Bundesrepublik Deutschland (Abb. 1) landschaftsökologisch äußerst heterogen sind, dann muß es eigentlich überraschen und war von mir auch nicht erwartet worden, daß sich nahezu alle Gebiete gut zu signifikanten Korrelationen zwischen Höhenlage und quantitativer Verbreitung (Stetigkeit) der vier *Triturus*-Arten vereinen lassen (Tab. 2). Die positiven oder negativen Beziehungen zur Höhenlage sind bei allen Arten schon rein optisch erkennbar und namentlich für Faden- und Kammolch sehr augenfällig (Abb. 3, 4).

Völlig aus dem Rahmen fallen lediglich die Stetigkeitswerte für den Bergmolch in den drei fränkischen Gebieten (Dreiecke in Abb. 5). Hier ist zwar zu berücksichtigen, daß für diese Gebiete (Nr. 15, 16, 17 in Tab. 1) die Stetigkeit gegenüber derjenigen für die anderen Gebiete modifiziert berechnet werden mußte (siehe Methoden-Abschnitt) und derart „zu niedrige“ Stetigkeitswerte resultieren; sie würden aber auch bei Anwendung der üblichen Berechnungsweise kaum in den von der Höhenlage zu erwartenden Bereich von 60 bis 90 % geraten (vergleiche Abb. 5). Insbesondere trifft dies für das westlich Erlangen gelegene Mohrweihergebiet zu, wo der Bergmolch (bei ca. 300 m mittlerer Höhenlage des Gebietes) extrem selten ist (Kaufmann 1976). Hier stehen 55 Teichmolch- und 32 Kammolch-Fundorten nur 4 Bergmolchfundorte gegenüber (Blab et al. 1976). Diese Diskrepanz gegenüber dem generell unverkennbaren Höhentrend (Abb. 5) könnte auf besonders ausgeprägte regionale landschaftsökologische Besonderheiten zurückzuführen sein; eine solche Abweichung könnte aber auch im süddeutschen Schichtstufenland weiter verbreitet sein. Sollte sich dies durch weitere (dringend nötige) Detailuntersuchungen in anderen Tei-

len des Schichtstufenlandes als gegeben erweisen, so hätte das Vertikalmodell der Abb. 5 keine bundesweite Gültigkeit. Man müßte dann das späterhin vorliegende gesamte Datenmaterial in „Untergruppen“ aufteilen (vergleiche Precht 1977: 226) und separate Korrelations- wie Regressionsberechnungen durchführen.

Von dieser Ausnahme abgesehen gilt jedoch, daß die Trends unverkennbar sind (siehe oben). Zu betonen ist freilich, daß die hier vorgelegten Trendaussagen für den Bereich des Untersuchungsgebietes gelten (Abb. 1). Die Vertikalverteilung innerhalb des jeweiligen Gesamtareals der vier behandelten Arten ist derzeit noch nicht bekannt. Auf die horizontale Differenzierung der quantitativen Vertikalverbreitung in kontinentaler Sicht kann somit derzeit noch nicht eingegangen werden.

Es muß schließlich auf die Frage nach Kausalität und biologischer Bedeutung der so auffälligen Vertikaltrends eingegangen werden. Höhengradienten sind letztlich auch ökologische Gradienten, wenn auch äußerst komplexe (Krebs 1972: 394). Die strenge Parallelität der Regressionsgeraden von Teich- und Kammolch sowie die ähnliche Lage der Geraden von Faden- und Bergmolch (Abb. 6) rechtfertigen so gesehen sicher den Schluß, daß sich die Arten der beiden Artenpaare unter sich in einigen besonders wesentlichen ökologischen Ansprüchen stark ähneln. Welche dies sind, läßt sich angesichts des derzeit noch zu geringen ökologischen Kenntnisstandes über unsere *Triturus*-Arten nicht befriedigend beantworten.

Feldmann (1978) sieht als Ursache für die unterschiedlichen Vertikalverbreitungsmuster der Molch-Arten (am Beispiel Westfalens) deren unterschiedliches ökologisches Reagieren auf die „Wirkung des von der Meereshöhe abhängigen Temperaturgradienten“ (Feldmann 1978: 143). Unterschiedliche Laichplatz-Präferenzen der einzelnen Arten scheiden nach Auffassung dieses Autors als Ursache aus (Feldmann 1978: 138).

Ein solcher „Black box“-Ansatz ist ein in der Ökologie notgedrungen oft praktiziertes Vorgehen und als solcher zunächst auch durchaus legitim. Ein wirklich auf Kausalität ausgerichteter Ansatz aber erfordert die Kenntnis der spezifischen ökologischen Nischen der zur Frage stehenden Arten. Einige Dimensionen des n-dimensionalen Hyperraumes „Nische“ (Stern & Tigerstedt 1974, Halbach 1976) sind für unsere Molche in jüngerer Zeit mit „vergleichend-habitatökologischer“ Methodik angegangen worden (Feldmann 1968, Grote 1976, Lammering 1977). Die derart erzielten Ergebnisse geben aber zur Zeit erst eine grobe Nischen-Kennntnis der vier Arten ab, die eine Kausalverknüpfung (Umwelt – ökologisches Verbreitungsmuster) kaum gestattet.

So sagt zum Beispiel der von Feldmann (1968, 1978) betonte Aspekt der unterschiedlichen thermischen Ansprüche unserer *Triturus*-Arten solange nichts aus, bis wir wissen, welches thermische Angebot die unterschied-

lichen Habitat-Typen (zum Beispiel Feldmann 1968) den Tieren „zur Verfügung stellen“, aus dem sie sich durch „verhaltensbiologische Thermoregulation“ ihren Vorzugsbereich herausuchen. Gerade größere Laichgewässer sind äußerst heterogen, und Szymura (1974) hat zeigen können, daß in solchen Gewässern eine gewisse räumliche Trennung der hier sympatrisch vorkommenden *Triturus*-Arten erkennbar ist. Diese Ergebnisse unterstreichen die schon a priori aufzustellende Forderung, Laichhabitat und Nische (innerhalb des Laichhabitats) nicht als identisch zu betrachten. Um die Nische aber geht es bei ökologischer und damit auch zoogeographischer Kausalanalyse.

Avery (1968) hat den Versuch unternommen, die trophische Dimension der *Triturus*-Nischen aufzuklären. Er kommt zu dem Ergebnis, daß der Kammolch eine von Teich- und Fadenmolch etwas abweichende Nahrungsnische aufweist; jedoch überdeckt die Kammolch-Nische im Prinzip auch gleichzeitig diejenige der beiden anderen Arten, und diese beiden (Teich- und Fadenmolch) haben sogar eine praktisch identische Nahrungsnische. Man sollte auf Grund dieser Ergebnisse eine interspezifische kompetitive Situation erwarten (vergleiche auch den Interpretations-Ansatz von Szymura 1974).

Gerade aus diesem Blickwinkel heraus müßte ein Ansatz zur ökologisch-biologischen Bedeutung der aufgezeigten Vertikal-Muster (Abb. 6) möglich sein. Die mehr oder weniger ausgeprägten „Allopatrie-Flächen“ (vergleiche auch Abschnitt „Ergebnisse“) als Resultat der voneinander abweichenden artspezifischen Vertikal-Regressionen deuten an, daß durch partielle „Vertikal-Vikarianz“ ein nicht unbeträchtliches Ausmaß an Konkurrenzdruck-Erniedrigung erreicht wird. Dieser Gesichtspunkt wird um so interessanter, als Faden- und Teichmolch – zwei phylogenetisch sehr nah verwandte Arten (vergleiche Wolterstorff & Freytag 1951, Mancino et al. 1977, Halliday 1975) – eine stark ausgeprägte Allopatrie im vertikalen Verteilungsmuster zeigen (Abb. 6).

Ein solcher Gesichtspunkt darf aber nicht übersehen lassen, daß wir innerhalb der Gattung *Triturus* ein beträchtliches Ausmaß an populärer Sympatrie konstatieren müssen. Als Beispiel sei hier nur auf die Ergebnisse von Lammering (1977: 13) verwiesen, der für die westliche Münstersche Bucht (Westfalen) fand, daß hier fast 80 % aller Molch-Laichgewässer Misch-Populationen enthielten, in rund 37 % seiner Gewässer waren sogar drei *Triturus*-Arten anzutreffen.

Ein solch hohes Maß an populärer Sympatrie ist sicher Hinweis für ein hohes Maß an möglicherweise stabiler Koexistenz. Damit erhebt sich die Frage, welche Mechanismen und derzeit noch weitestgehend unbekanntem „feineren“ Nischen-Unterschiede derartige Koexistenz ermöglichen.

Die Frage nach der Kausalität der in vorliegender Arbeit aufgezeigten Allopatrie-Sympatrie-Muster (Abb. 6) wird so gesehen nicht allein durch

„habitat-ökologische“ und ökophysiologische Untersuchungen, sondern auch und nicht zuletzt durch populationsökologisch-populationsdynamische Untersuchungen (allgemein siehe hierzu Wilson & Bossert 1973, speziell für Urodelen zum Beispiel Fraser 1976) beantwortet werden müssen.

Zusammenfassung

Die Arbeit untersucht die quantitative Vertikalverbreitung der vier mitteleuropäischen Molch-Arten (*Triturus vulgaris*, *T. cristatus*, *T. alpestris* und *T. helveticus*) im Gebiet der Bundesrepublik Deutschland. Datengrundlage der Untersuchung (Korrelations- und Regressionsanalyse) bilden die Angaben zahlreicher Autoren für insgesamt 20 Teilgebiete der Bundesrepublik.

Für alle vier Arten wurden statistisch signifikante Korrelationen zwischen quantitativer Verbreitung (gemessen als Stetigkeit) und Höhenlage gefunden, wobei *T. vulgaris* und *T. cristatus* negativ mit der Höhenlage korreliert sind, *T. helveticus* und *T. alpestris* dagegen positiv. Dieser Zusammenhang zwischen Verteilung und Höhenlage ist im Falle von *T. helveticus*, *T. vulgaris* und *T. cristatus* jeweils ein linearer, für *T. alpestris* hingegen insgesamt gesehen ein nicht-linearer.

Die Regressionen sind artspezifisch. Dies führt zu unterschiedlichen Ausmaßen von realer (wie potentieller) populärer Allopatrie beziehungsweise Sympatrie (Misch-Populations-Bildung). Die zum Teil beträchtlichen Allopatrie-Ausmaße führen zwangsläufig zu einer Erniedrigung interspezifischen Konkurrenzdruckes. Insbesondere ist die starke Allopatrie von *T. helveticus* und *T. vulgaris* hervorzuheben, da es sich hierbei um zwei sehr nah verwandte Arten handelt.

Es bleibt aber das Faktum hohen Ausmaßes populärer Sympatrie (Misch-Populations-Bildungen) innerhalb der Gattung *Triturus*. Die Frage, welche Mechanismen und derzeit noch weitestgehend unbekanntes Nischen-Unterschiede ein solch hohes Ausmaß an Habitat-Koexistenz ermöglichen, wird nur beantwortet werden können, wenn neben ökophysiologischen auch populationsökologisch-populationsdynamische Untersuchungen durchgeführt werden.

Summary

The present study is an investigation on the quantitative vertical distribution pattern of the four Central European newt species (*Triturus vulgaris*, *T. cristatus*, *T. alpestris*, and *T. helveticus*) within a great part of Western Germany. The analysis (correlation and regression) is based upon the data given by numerous authors for 20 local areas of West Germany.

The correlation between elevation and geographical abundance is significant for all species. In *T. vulgaris* and *T. cristatus* the correlation is negative, whereas it is positive in *T. helveticus* and *T. alpestris*. These connexions are linear in *T. helveticus*, *T. cristatus*, and *T. vulgaris*, but nonlinear in *T. alpestris*.

The regressions are species specific. Therefore there is various amount of allopatric and sympatric occurrence on the population level. The high allopatry lowers interspecific competition pressure and therefore seems to be important in understanding the countercurrent vertical distribution pattern of the two phylogenetically closely related species *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*.

But on the other hand there is considerable sympatry within the genus *Triturus*, a fact which requires numerous further studies. To understand the

obviously high amount of coexistence we need not only data on habitat ecology and eco-physiology of the different species, but also and above all data on population ecology and population dynamics.

Literatur

- A v e r y, R. A. (1968): Food and feeding relations of three species of *Triturus* (Amphibia Urodela) during the aquatic phases. – *Oikos* 19: 408–412. Copenhagen.
- B e r n a r d s, K. (1976): Zum Vorkommen der heimischen *Triturus*-Arten im Gebiet der Gemeinde Kreuzau/Düren. – 95 S. Realschularbeit, Düsseldorf.
- B l a b, J. (1973): Die Amphibien des Erlanger Raumes. – 118 S. Staatsarbeit Zool. Inst. Universität Erlangen-Nürnberg. Erlangen.
- (1978): Untersuchung zur Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. – *Schr.reihe Landschaftspflege Naturschutz* 18: 1–141. Bonn.
- et al. (1976): Vergleichende Untersuchungen der Amphibienfauna des Regnitzbeckens und des Mohrweihergebietes. – *Ber. naturforsch. Ges. Bamberg* 51: 1–13.
- C a v a l l i - S f o r z a, L. (1969): Biometrie. Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. – 211 S. Stuttgart (Fischer).
- F e l d m a n n, R. (1968): Bestandsaufnahmen an Laichgewässern der vier südwestfälischen Molch-Arten. – *Dortmunder Beitr. Landeskd.* 2: 21–30. Dortmund.
- (1970): Zur Höhenverbreitung der Molche (Gattung *Triturus*) im südwestfälischen Bergland. – *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westfalen* 32: 3–9. Münster/Westfalen.
- (1978): Ergebnisse vierzehnjähriger quantitativer Bestandskontrollen an *Triturus*-Laichplätzen in Westfalen. – *Salamandra* 14: 126–146.
- F r a s e r, D. F. (1976): Coexistence of salamanders in the genus *Plethodon*: a variation of the Santa Rosalia theme. – *Ecology* 57: 238–251.
- G l a n d t, D. (1975): Die Amphibien und Reptilien des nördlichen Rheinlandes. – *Decheniana* 128: 41–62. Bonn.
- (1978): Notizen zur Populationsökologie einheimischer Molche (Gattung *Triturus*). – *Salamandra* 14: 9–28. Frankfurt/Main.
- G r o t e, H. W. (1976): Bestandsaufnahmen an Laichplätzen der Molchgattung *Triturus* im Bereich der südlichen Münsterschen Bucht. – 90 S. Staatsarbeit Zool. Institut Universität Köln.
- H a l b a c h, U. (1976): Populations- und synökologische Modelle in der Ornithologie. – *J. Ornithologie* 117: 279–296.
- H a l l i d a y, T. R. (1975): On the biological significance of certain morphological characters in males of the Smooth newt *Triturus vulgaris* and of the Palmate newt *Triturus helveticus* (Urodela: Salamandridae). – *Zool. J. Linn. Soc.* 56: 291–300.
- H ö n e r, P. (1972): Quantitative Bestandsaufnahmen an Molch-Laichplätzen im Raum Ravensberg-Lippe. – *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westfalen* 34: 50–60. Münster/Westfalen.

- Kaufmann, R. (1976): Intensivteichwirtschaft und Amphibienvorkommen am Beispiel des Aischgrundes. – 119 S. Staatsarbeit Zool. Institut Universität Erlangen-Nürnberg. Erlangen.
- Krebs, Ch. J. (1972): Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. – 694 S. New York (Harper & Row).
- Lammering, L. (1977): Quantitative Bestandsaufnahme der Amphibien in den stehenden Gewässern des Raumes „Billerbecker Land“. – 89 S. Staatsarbeit Pädagogische Hochschule Münster/Westfalen.
- Lemmel, G. (1975): Die Amphibien der Umgegend Hildesheims. – Beitr. Naturkde. Niedersachsens 28: 28–43. Hannover.
- (1977): Die Lurche und Kriechtiere Niedersachsens. – Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen 5: 1–75. Hannover.
- Mack, G. (1972): Die Amphibien der Rheinniederung zwischen Liedolsheim und Leopoldshafen. – 131 S. Staatsarbeit Zool. Institut Universität Karlsruhe.
- Malkmus, R. (1971): Die Verbreitung der Molche im Spessart. – Abh. naturwiss. Ver. Würzburg 12: 5–24. Würzburg.
- (1974): Die Verbreitung der Amphibien und Reptilien im Spessart. – Nachr. naturwiss. Mus. Aschaffenburg 82: 23–37.
- Mancino, G., et al. (1977): Cytotaxonomy and cytogenetics in European newt species. In: Taylor, D. H., & S. I. Guttman (ed.): The reproductive biology of Amphibians: 411–447. (Plenum Publishing Corporation).
- Müller, P. (1976): Arealveränderungen von Amphibien und Reptilien in der Bundesrepublik Deutschland. – Schr.reihe Vegetationskde. 10: 269–293. Bonn-Bad Godesberg.
- (1977): Tiergeographie. Struktur, Funktion, Geschichte und Indikatorbedeutung von Arealen. – 268 S. Stuttgart (Teubner).
- Precht, M. (1977): Bio-Statistik. – 256 S. München und Wien (R. Oldenbourg).
- Preywisch, K., & G. Steinborn (1977): Atlas der Herpetofauna Südost-Westfalens. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westfalen 39: 18–39. Münster/Westfalen.
- Sachs, L. (1974): Angewandte Statistik. – 545 S. Berlin und Heidelberg (Springer).
- Schlaile, H. (1974): Taxonomische und biologische Untersuchungen an Amphibien in der Umgebung von Freiburg mit Schwerpunkt auf dem Artproblem von *Rana ridibunda* Pallas (1771), *Rana esculenta* Linnaeus (1758) und *Rana lessonae* Camerano (1882). – 73 S. Staatsarbeit Zool. Institut Universität Freiburg. Freiburg/Breisgau.
- Sell, G., & M. Sell (1977): Amphibien im Raum Witten/Ruhr. – Jb. Ver. Orts- und Heimatkde. Grafschaft Mark 75: 81–114. Witten a. d. Ruhr.
- Stern, K., & P. M. A. Tigerstedt (1974): Ökologische Genetik. – 211 S. Stuttgart (Fischer).
- Stichmann, W., et al. (1971): Beiträge zur Amphibien-Fauna des Kreises Soest. – Natur und Heimat 31: 49–69. Münster/Westfalen.
- Stöcklein, B. (1973): Die Amphibien der Forchheimer Umgebung. – 90 S. Staatsarbeit Zool. Institut Universität Erlangen-Nürnberg. Erlangen.

- Szymura, J. M. (1974): A competitive situation in the larvae of four sympatric species of newts (*Triturus cristatus*, *T. alpestris*, *T. montandoni*, and *T. vulgaris*) living in Poland. – Acta biol. cracov., ser. Zool. 17: 235–262.
- Viertel, B. (1976): Die Amphibien Rheinhessens unter besonderer Berücksichtigung der Umgebung von Oppenheim. – Mainzer naturwiss. Arch. 15: 183–221. Mainz.
- Vogt, D. (1978): Biologie und Ökologie der Amphibien in der Rheinaue bei Brühl. – 112 S. Staatsarbeit Zool. Institut Universität Heidelberg.
- Wilson, E. O., & W. H. Bossert (1973): Einführung in die Populationsbiologie. – 168 S. Berlin und Heidelberg (Springer).
- Wolterstorff, W., & G. E. Freytag (1951): Eine Studie über das Verwandtschaftsverhältnis von Teichmolch (*Triturus vulgaris*) und Fadenmolch (*Triturus helveticus*). – Abh. Ber. Naturkde. Vorges. Magdeburg 8: 137–190. Magdeburg.

Anschrift des Verfassers: Dieter Glandt, Zoologisches Institut der Universität Münster, Hüfferstraße 1, 4400 Münster (Westfalen).